Über Regulationserscheinungen in der Entwicklung der in Teilstücke zerlegten Rochenkeimscheiben.

Von

Joseph Eismond,

Assistent am Zootomischen Institut der Universität Warschau.

Mit 14 Figuren im Text.

Eingegangen am 19. März 1910.

Im Sommer des vorigen Jahres, während meines Aufenthaltes auf der Zoologischen Station zu Roscoff, habe ich eine Reihe von entwicklungsmechanischen Forschungen an den Rocheneiern unternommen, welche zum Zweck hatten, meine früher, in den Jahren 1902 und 1903, an demselben Objekte angestellten Versuche in bezug auf manche Einzelheiten zu ergänzen.

Unter anderm kam mir zu, die Entwicklung der in Furchung begriffenen Keimscheiben in den Fällen zu prüfen, wo dieselben in eine Anzahl von Teilstücken zerlegt wurden, welche letztere ihre weitere Entwicklung in isolierter Lage durchmachen sollten.

Gelegentlich dieser Versuche, in denen die einzelnen Teilstücke an eventueller gegenseitiger Berührung verhindert waren, richtete ich beiläufig mein Augenmerk auf Vorgänge, welche sich daran abspielten, falls die Stücke frei an der Oberfläche des Dotters, jedoch in gewissen Abständen, gelassen worden waren. Waren die letzteren nicht allzu groß, so trat stets die Verschmelzung der Bruchstücke ein, und dies hatte schließlich zur Folge, daß die Einheit des gesamten Keimkomplexes wieder hergestellt wurde. Vorgänge, welche sich dabei vollzogen, schienen mir auf den ersten Blick insofern nicht interessant, als es sich allem Anschein nach bloß um Verwachsungserscheinungen handelte, die als eine konsequente Folge der lebhaften Zellvermehrung und, was damit zusammenhängt, der progressiven Zunahme der vereinzelter Keimstücke an Oberfläche eintreten sollten.

Ich wurde jedoch inzwischen auf einige Details aufmerksam, welche mich veranlaßten, im Grunde der genannten Verwachungsprozesse tiefergreifende Faktoren zu suchen. Auf diese Ansicht brachte mich die Beobachtung der einzelnen Episoden der Reparatur der zerbrochenen Einheit der Keimscheiben, wobei die Zellvermehrung sowie das gleichzeitige Anwachsen der Keimbruchstücke vielmehr als begleitende Erscheinungen vor sich gingen.

In Erwägung dessen, möchte ich hierüber einige Resultate meiner Versuche mitteilen, die, glaube ich, in bezug auf die Frage über gegenseitige Beeinflussung der Zellen sowie auf die Gestaltung des gefurchten Keimmaterials einiges Interesse beanspruchen.

Die zu besprechenden Versuche stellte ich größtenteils an den Keimen von *Raja clavata* und *Raja alba* an.

Die Methode, deren ich mich dabei bediente, hatte ich für das genannte Objekt bis in kleinste Details ausgearbeitet. Das wichtigste derselben war der Gebrauch der Kittmasse, welche zur Anfertigung des »plastrum adhaesivum« dient, zum Zweck des Verschließens der in der Eischale ausgeschnittenen großen kreisrunden Öffnung. Das Eindringen des Seewassers von außen her wurde absolut verhindert. Dabei ließ die vorzügliche Plastizität dieser Kittmasse, nebst ihrer klebrigen Beschaffenheit, an der Öffnung in der Eischale ein entsprechend großes Glimmerplättchen anbringen und dieselbe so zum wahren Fenster machen. Unter solchen Bedingungen, abgesehen von der Garantie der besten Weiterzucht der Operate im Aquarium, wurde man in die Lage gesetzt, die Veränderungen an den in Pflege begriffenen Keimen direkt beobachten und solche durch Zeichnungen feststellen zu können.

Sonst sei erwähnt, daß die operierten Eier in möglichst vollkommener Ruhe gezüchtet wurden. Behufs dessen befestigte ich die zu operierenden Eier an schwere und entsprechend große, sowie an das Relief der Unterseite der Eischale speziell angepaßte Ziegelstücke. Die letzteren dienten somit nicht nur dazu, um dem Ei womöglich absolute Ruhe garantieren zu können, sondern sie wurden auch als Operationsbett benutzt.

Zerlegt man mit Hilfe eines feinen Skalpels die in einem späteren Furchungsstadium begriffene Rochenkeimscheibe in eine Anzahl von Teilstücken in der Weise, daß die letzteren an Ort und Stelle stehen bleiben, indem die dazwischen entstandenen Abstände höchstens $\frac{1}{2}$ mm breit sind, so bemerkt man, daß dieselben sich schon

innerhalb einer Stunde wieder vereinigen. Die Verwachsung wird dabei so vollkommen, daß öfters keine Spur von irgendwelchen Nähten oder Grenzlinien zu beobachten ist. Sodann kommt es an einer so reparierten Keimscheibe in der üblichen Weise zu den weiteren Differenzierungen¹⁾.

Aus mehrfachen Prüfungen in dieser Richtung stellte sich ohne weiteres genugsam heraus, daß der so einfach verletzte Zellkomplex sehr leicht seinen organischen Zusammenhang wieder herstellt. Es beanspruchte daher das Interesse, den Versuch derart anzustellen, daß die Teilhälfte einer Keimscheibe durch beträchtlichere Abstände gegeneinander abgesetzt wären. Das läßt sich praktisch unschwer zustande bringen. Es genügt, nur zunächst einen circulären Einschnitt um die ganze Keimscheibe auszuführen und sodann die letztere in dieser oder jener Richtung in eine beliebige Anzahl von Teilstücken durch senkrechte Inzisionen zu zerklüften. Bei einem derartigen Verfahren weichen die einzelnen Keimstücke von selbst auseinander. Wegen der Zerstörung der Oberflächenspannung der gesamten Eimasse infolge der Einschnitte hängt der Grad des Auseinanderweichens von der Tiefe der Inzisionen ab. Außerdem ist es nicht schwer, auch eventuell Umlagerungen der Keimstücke zu bewerkstelligen. Zur Ausführung all dieser Operationsprozeduren, zumal in Rücksicht darauf, daß man manchmal die Keimstücke auch vom Periblastboden ein wenig loszumachen genötigt sein kann, leistet ein leicht gekrümmtes Sklerotom nach GATEZOWSKI besonders gute Dienste.

¹⁾ In dem einen Fall hatte ich es bei Zerstückelung einer eben gefurchten Keimscheibe mit dem folgenden Ereignis zu tun. In einem Punkte des Spaltes zwischen den gegeneinander mäßig abgesetzten Keimstücken stieg plötzlich der Dotter empor und zerfloß, ähnlich einem Sturzbache, an der Oberfläche. Binnen einer Viertelstunde hatte sich der ausgegossene Dotter in eine Art Kuppel angehäuft. Das so mißlungene Operat habe ich mit aller Vorsicht ins Aquarium zur Züchtung gesetzt. Nun erwies sich binnen 17 Stunden, daß nicht nur die Verwachsung der einzelnen Keimstücke sich vollzogen, sondern auch die Dotterkuppel sich wieder hineingezogen hatte. Das einzige Zeichen der Dotterpassage war ein kleines Loch am Blastoderm, das später auch verschwunden ist. Am Rande der so grob operierten Keimscheibe trat ferner eine typisch gestaltete Anlage des Embryokörpers zutage.

Zu dem eben Gesagten möchte ich noch hinzufügen, daß an einer andern Keimscheibe, welche in drei Teile zerlegt wurde, nach vollendeter Vereinigung derselben zwei Anlagen des Embryokörpers auftraten, die, wie ich sicher feststellen konnte, in den gegenüberliegenden Punkten der benachbarten Keimstücke zur Ausbildung gelangten und nachher zur Doppelbildung verschmolzen waren.

Bei den hier zu besprechenden Versuchen wurden die Keimscheiben derart operiert, daß die Spalte zwischen den einzelnen Keimstücken ungefähr 1 mm, unter Schwankungen von $\frac{1}{2}$ mm bis $1\frac{1}{2}$ mm, breit waren. Was aber die Richtungen der Einschnitte sowie die Anzahl der Teile anbetrifft, so suchte ich in erster Linie die Keimscheiben in möglichst gleichgeformte und gleichgroße Teile zu zerlegen. Ich setzte voraus, daß man hierdurch imstande wäre, irgend ein eigentümliches Verhalten der einzelnen Keimstücke leichter ins Auge fassen und feststellen zu können. Aus diesem Grunde zerlegte ich die zu prüfenden Keimscheiben vor allem in zwei symmetrische Hälften, ferner — in vier Teile, welche durch zwei sich rechtwinklig kreuzende Spalten voneinander abgesetzt wurden, und zuletzt — in sechs gleichgroße keilförmige Teile, welche durch eine ebensolche Anzahl von radiären Spalten voneinander abgetrennt waren. Nur beiläufig habe ich einige Operationen auch derart angestellt, daß die Keimscheibe in ungleich große Teile zerlegt wurde, damit neben den verhältnismäßig großen auch kleinere und selbst winzige Schollen und Brocken des Furchungsmaterials vorhanden waren. Das allgemeine Bild eines so entstellten Keimes erinnerte an einen Archipel von Inseln. Nach vollendeter Operation, nebst dem Verschließen der Öffnung in der Eischale und Verkittung des Fensters daran, wurde das Operat auf einige Minuten in absoluter Ruhe gelassen. Sodann, nachdem die Sachlage an demselben durch eine möglichst genaue Handzeichnung wiedergegeben worden war, folgte die Übertragung ins Aquarium. In der Erwägung aber, daß dabei Änderungen in den gegenseitigen Lagebeziehungen der Teilstücke des Keimes nicht ausgeschlossen werden — was wirklich manchmal der Fall war — konnte man die eigentliche Sachlage, d. h. das Anfangsstadium für die weitere Entwicklung, erst nach der Einbettung des Operats in Seewasser feststellen. Es war sonst für richtige Beurteilung der Entwicklungsprozesse unentbehrlich, auch auf alles, was vorher nur passierte, mit Rücksicht zu nehmen.

Dank dem Fenster in der Eischale konnte ich die Operate von Stunde zu Stunde überblicken und die Entwicklungsfortschritte in kontinuierlicher Ordnung notieren. Eine wesentliche Lücke in den Revisionen machten bloß die Nachtstunden aus, in denen öfters überraschende Umbildungen vor sich gingen.

Vom Ende der Operation an bis zum Moment der Einbettung des Operats im Aquarium verfloß durchschnittlich eine Viertelstunde. Schon innerhalb dieses Zeitraumes traten daran gewisse Änderungen

ein, welche nicht aus äußeren Einflüssen herrührten. Hierunter traten stets leichte Abrundungen der Ecken der Keimstücke hervor. Ferner aber ließen sich bestimmt feststellbare gegenseitige Annäherungen der einzelnen Keiminseln sehen, ein Vorgang, der im Aquarium stets an Schnelligkeit zunahm. Manchmal rückten die Keimstücke fast plötzlich aneinander, bis zur Berührung.

An dem mir zur Verfügung stehenden diesbezüglichen Beobachtungsmaterial erlaube ich mir, auf die folgenden typischen Einzelheiten hinzuweisen.

1) Zunächst sei ein einfacher Fall besprochen, wo eine soeben vollkommen abgefurchte Keimscheibe von *Raja clavata* in zwei symmetrische Hälften zerstückelt worden war. Bei geradlinigen und beinahe parallelen Konturen des Trennungsspalt, dessen Breite vor der Übertragung im Aquarium etwa ungefähr auf $\frac{3}{4}$ mm geschätzt werden konnte, verharrten die beiden Teilhälften über eine Stunde lang ohne in die Augen fallende Änderung. Erst hierauf näherten sie sich plötzlich bis zur Berührung. Die letztere war jedoch keine vollkommene. Bei näherer Betrachtung kamen Verbindungsbrücken zum Vorschein, die den verengten Spalt zu einer Art Naht machten. Binnen einer Stunde nachher waren nur noch Spuren der Naht zu gewahren, dadurch gekennzeichnet, daß in der Richtung des verschwundenen Spaltes schwach ausgeprägte Vertiefungen in dem jetzt einheitlich gewordenen Blastoderm zu sehen waren. Schon innerhalb der folgenden Stunde war nicht die geringste Spur der vorausgegangenen Entstellung mehr bemerkbar. Am Morgen des folgenden Tages hat die reparierte Keimscheibe an Flächenausbreitung zugenommen, zugleich aber ist es zur Entstehung der Keimhöhle gekommen, worauf später zunächst die typische Randverdickung und sodann die erste Anlage des Embryokörpers in ganz normaler Weise zutage traten.

2) Der zweite hier zu besprechende Fall betrifft Umbildungen einer Keimscheibe, die ebenso, wie die erstere, in einem letzten Furchungsstadium begriffen, kreuzartig in vier Teile zerlegt wurde. Die allgemeine anfangs ziemlich regelmäßige Konfiguration der Teilstücke unter den gegenseitigen Abständen, welche ungefähr um $\frac{3}{4}$ mm schwankten, hat sich bei der Übertragung ins Aquarium infolge einer Erschütterung sehr geändert: an dem einen der Teilstücke des Furchungsmaterials ist ein gegen das Centrum gerichteter Fortsatz hervorgetreten, und gleichzeitig damit sind die Trennungsspalten stellen-

weise, unter Verschmälerungen und Verbreitungen, leicht gekrümmt worden (Fig. 1). Eine derartige nachträglich zufälligerweise eingetretene Entstellung der anfänglichen Konfiguration entschloß ich mich zu dulden, und sodann wurde das Operat, ohne es demnächst Schritt für Schritt revidieren zu können, die ganze Nacht in Ruhe gelassen.

Veränderungen, welche inzwischen innerhalb 15 Stunden eingetreten waren, bestanden darin, daß die Keimviertelchen sich zu je zweien vereinigt haben. So entstand ein durch Fig. 2 wiedergegebenes Bild, welches an dasjenige einer unlängst halbierten Keimscheibe erinnerte. Nur bei genauerer Betrachtung konnten an den beiden Teilhälften die Spuren der vor sich gegangenen Vereinigung durch leichte rundliche Ausbuchtungen und quer verlaufende Vertiefungen entziffert werden. Diese Verhältnisse dauerten den ganzen Tag fort, etwa nur mit Ausnahme des Umstandes, daß der Trennungsspalt sich in einer mittleren Stelle ein wenig zu erweitern begann.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Die eben beginnende Erweiterung der Kluft, nebst der vollkommenen Verschmelzung der primären Keimviertel zu zwei gegeneinander scharf abgesetzten Keiminseeln, erweckte den Verdacht, daß die letzteren zu zwei vollständig abgeschlossenen und somit sich unabhängig entwickelnden Komplexen des Keimmaterials werden. Diese Vermutung erwies sich nach dem Ablauf der nächsten Nachtstunden insofern richtig, als die erwähnte Erweiterung inzwischen verhältnismäßig riesig geworden war. Zu gleicher Zeit aber hat auch die Formveränderung der Keiminseeln wesentliche Fortschritte gemacht, indem die eine derselben eine Nierengestalt angenommen hat, die andre wieder lappig geworden ist. Außerdem ist in einiger Entfernung von dem einen der Lappen derselben ein kleines Inselchen zutage getreten, über dessen Herkunft ich mir keine sichere Auskunft verschaffen konnte (Fig. 3).

Irgendwelche innere Differenzierungen, vor allem aber das Auf-

treten der Keimhöhlen, trotzdem so etwas zu dieser Zeit zu erwarten war, ließen sich weder an der nierenförmigen, noch an der lappigen Keiminsel beobachten. Desgleichen vermochte ich im Laufe desselben Tages, trotz einer sorgfältigen von Stunde zu Stunde wiederholten Revision, keine wesentlichen Formveränderungen festzustellen.

Ein solches Aufhören der Entwicklungsprozesse schien mir ernstlich verdächtig zu sein, ob man es nicht schon mit beginnender Fäulnis zu tun habe. In der Tat erwies sich jedoch ein solcher Verdacht nicht richtig. Am Morgen des folgenden — also vierten — Tages der Züchtung sind am Operate unerwartet Erscheinungen hervorgetreten, welche mich veranlaßten, denselben von nun an die größte Aufmerk-

Fig. 4.

Fig. 5.

samkeit zuzuwenden. Sie bestanden darin, daß die lappige Insel sekundär in zwei Teilhälften gespalten ist (Fig. 4, *a*, *b*), die nierenförmige aber ihre Einheit weiter behauptet hat. Der wesentlichste zur Feststellung gekommene Befund jedoch war der, daß längs dem äußeren Rande der nierenförmigen Keiminsel eine Reihe von Keimhöhlen auftraten, welche untereinander kommunizierten (Fig. 4, *kh*). Die Keimhöhlenbildung war gleichzeitig auch am Rande der einen aus der Spaltung hervorgegangenen Teilhälfte ziemlich deutlich gekennzeichnet (Fig. 4, *b*, *kh*). Die Bezirke, in denen die Keimhöhlen entstanden sind, fielen im Vergleich mit den übrigen weißlichen Bezirken als dunklere Flecke ins Auge, die in der Fig. 4 durch Schattierung markiert sind. Der äußere Rand der nierenförmigen Keiminsel war scharf konturiert. Sonst beanspruchte es das Interesse,

daß in der Ausbuchtung derselben, ohne die Symmetrie zu stören, ein kleiner Lappen aufgetreten ist (Fig. 4); daneben aber war in einiger Entfernung noch ein kleiner Brocken des Keimmaterials zu sehen¹⁾. Im übrigen fielen keine andern Veränderungen ins Auge. Was die Zunahme des gesamten Keimkomplexes sowie dessen einzelner Teile an Flächenausdehnung anbetrifft, so schien vorzugsweise nur die nierenförmige Insel vergrößert zu sein, während die übrigen Teile keine deutlichen Anzeichen der Vergrößerung darboten.

Die innerhalb der Tagesstunden vorgegangenen weiteren Umbildungen gaben sich vor allem in der Tendenz der Teilhälfte *b* (Fig. 4) zur wiederholten Zerspaltung kund. Diese Tendenz wurde vor Beginn der Abenddämmerung immer deutlicher. Gleichzeitig aber ließ die nierenförmige Keiminsel eine immer mehr fortschreitende Zunahme an Flächenausbreitung in der Richtung nach dem Centrum der ganzen Keimgruppe hin erkennen.

Nachdem es sich somit zur Genüge herausgestellt hatte, daß der zerstückelte Keim entwicklungsfähig ist, war es für mich von großem Interesse, die weiteren Resultate abzuwarten.

Die nächste, am Morgen des fünften Züchtungstages, mit großer Erwartung unternommene Revision ergab:

- 1) merklich fortgeschrittene Flächenzunahme des gesamten Keimkomplexes;
- 2) vollzogene wiederholte Zerspaltung der einen Partie der früheren lappigen Keiminsel (Fig. 4, *b*; Fig. 5, *c*, *d*);
- 3) Zerspaltung der nierenförmigen Keiminsel in zwei annähernd gleichgroße gegeneinander symmetrisch gelegene Teilhälften (Fig. 5, *I—II*) und
- 4) das Auftreten in Mehrzahl der ersten Anlagen der Embryokörper.

Hierunter schien die Zerspaltung der nierenförmigen Keiminsel besonders überraschend zu sein, denn vorher sprach dafür nicht das geringste Zeichen, und um so mehr, als die Zerspaltung in der Weise geschah, daß der mittlere in die Ausbuchtung hervorragende Fortsatz genau durch seine Spitze symmetrisch mitzerlegt wurde. Was die Anlagen der Embryokörper anbetrifft, so konnte ich deren Anzahl schon mit bloßem Auge auf vier bestimmen. Sie kamen in Form von charakteristisch angewachsenen und verdickten Urmundlippen zum Vorschein. Speziell aber war doch die Einzelheit inter-

¹⁾ Derselbe erinnerte an die auf Fig. 3 dargestellte Bildung.

essant, daß diese Anlagen nicht an allen Keiminseln und dabei nicht gleichmäßig zur Ausbildung gelangten. So erwiesen sich die Keiminseln *a* und *c* (Fig. 5) ganz unfruchtbar. Ferner war es in die Augen fallend, daß, währenddem die eine Teilhälfte der früheren nierenförmigen Keiminseln mit der einfachen Anlage ausgestattet wurde (Fig. 5, *II*, *lp*²), an der andern, eine doppelte Anlage zu erkennen war (Fig. 5, *I*, *lp*¹—*lp*³).

Außerdem machte sich an der unlängst aus Zerklüftung entstandenen Teilhälfte der Keiminsel *b* (Fig. 4), wo vorher die Keimhöhlenbildung beobachtet wurde, die Differenzierung der Randlippe kenntlich (Fig. 5, *d*, *lp*⁴).

Der Vergleich der Verhältnisse in der Teilhälfte *I* (Fig. 5), wo es eben zum Auftreten der doppelten Anlage gekommen ist, mit denjenigen des vorherigen Stadiums (Fig. 4), wo genau dementsprechend zwei Keimhöhlungen vorgebildet worden waren, ließ den Gedanken zu, daß auch diese Teilhälfte sich früher oder später in zwei getrennte Abschnitte spalten wird.

Im Laufe des Tages habe ich das Operat nur zweimal revidieren können und es ergab sich im ganzen das folgende:

1) Entsprechend der eben erwähnten Urmundlippen (Fig. 5, *lp*¹, *lp*², *lp*³, *lp*⁴) traten immer deutlicher vier Anlagen der Embryokörper zutage.

2) Die Teilhälfte mit der doppelten Anlage (Fig. 5, *I*) behielt ihre Einheit weiter.

3) Die Keiminseln *c* und *d* (Fig. 5) ließen an sich die Tendenz zur Vereinigung entziffern.

4) Alle Keiminseln schienen stärker gegen das Centrum des Archipels hin angewachsen.

Die weiteren, am Morgen des sechsten Tages, konstatierten Entwicklungsfortschritte erwiesen sich in vielen Beziehungen wichtig und zugleich unerwartet. Die gesamte Gruppe der bisher isolierten, sich teils spaltenden, teils aber wieder miteinander verwachsenden Keiminseln schien schließlich zu einer einheitlichen Keimscheibe verschmolzen zu sein (Fig. 6).

Die nähere Betrachtung ergab jedoch, daß die Einheit im wesentlichen noch nicht erreicht worden war, denn es konnten entsprechend den einzelnen auf der Fig. 5 angedeuteten Keimstücken *I* und *II*, sowie den miteinander verschmolzenen Teilen *a*, *c* und *d*, genau drei Territorien erkannt werden, welche in ihrer Gesamtheit nur illusorisch als einfache und im Vergleich mit dem vorherigen Stadium stark über

den Dotter angewachsene Blastodermscheibe imponierten. Dabei markierten sich daran drei nicht überbrückte Löcher. Sonst blieb die gegenseitige Abgrenzung der Teile, an denen früher (Fig. 5, *I—II*) die Randlippen beobachtet wurden, welche aber jetzt dementsprechend zwei aufs beste geformte Anlagen von Embryonen trugen (Fig. 6, *em*¹, *em*²), immerzu scharf ausgeprägt erhalten.

Diesen Vorkommnissen reihten sich noch die folgenden Details an. Im Bezirke, welcher aus der Vereinigung dreier am fünften Züchtungstage isoliert gelegenen Keimstücke (Fig. 5, *d, c, a*) hervorgegangen ist, trat die vorher durch eine Urmundlippe vorgebildete Anlage (Fig. 5, *d, lp*⁴), als wäre sie in Rückbildung begriffen, hervor (Fig. 6, *em*⁴). Andererseits war in dem Bezirke, in

welchem früher zwei Anlagen beobachtet wurden (Fig. 5, *I, lp*^{1—lp}³), nur die eine derselben normal entwickelt, die andre dagegen (Fig. 5, *I, lp*³) hat inzwischen ihre Entwicklungsfähigkeit eingebüßt und wurde zum Degenerat (Fig. 6, *em*³).

Die letztere Einzelheit konnte gewissermaßen für eine Art Kampf um Entwicklungsrechte zwischen zwei auf dem gemeinsamen Bildungsboden angelegten

Organisationen sprechen. Die Sachlage machte den Eindruck, wie wenn die Entwicklung der einen Anlage durch die andre unterdrückt würde.

Da ich zu den eben erwähnten Resultaten binnen sechs Tagen gelangte, eines Zeitraumes, innerhalb dessen an einem andern als Kontrollobjekt benutzten Ei der sich normal entwickelnde Embryokörper bereits in Anfangsmomenten des Stadiums *C* nach BALFOUR begriffen war, entschloß ich mich, die weitere Züchtung einzustellen. Nur zufällig durch Mangel an Zeit war ich genötigt, das Operat noch durch die ganze Nacht im Aquarium zu belassen. Ich erwartete, daß es deshalb entweder zu drei sich aneinander anstoßenden Blastodermen nebst je einem Embryo, oder zu drei allmählich anwachsenden Embryonen an dem gemeinsamen und zugleich einheitlichen Blastoderm kommen würde. In der Tat war jedoch am Morgen des nächsten — siebenten — Züchtungstages ein ganz andres Resultat festzustellen (Fig. 7).

Fig. 6.

Die Trennungsgrenzen zwischen den einzelnen vorher begrenzten Bezirken sind inzwischen spurlos verschwunden. Desgleichen war keine Spur von Löchern mehr zu sehen. Ferner war die Anlage des Embryokörpers, die ich für degeneriert erklärte (Fig. 6, em^3 ; Fig. 7, deg^1), sehr stark rückgebildet. Ebenso war auch die andre Anlage (Fig. 6, em^4) zu einer nicht genau zu bestimmenden Mißbildung geworden, die am Rande der nun einheitlichen Keimscheibe in Form einer unregelmäßig konturierten Verdickung emporragte (Fig. 7, deg^2). Im übrigen hat die gesamte Keimscheibe stark an Flächenausbreitung über den Dotter zugenommen.

Das Wesentlichste jedoch, was besonders hervorgehoben werden muß, war aber das Schicksal der zwei früher ganz typisch geformten Embryokörper (Fig. 6, em^1 , em^2), betreffs deren man voraussetzen konnte, daß sie zu zwei getrennt gelegenen und sich unabhängig voneinander entwickelnden Embryonen werden würden. Indessen wurde ihre weitere Entwicklung stark gestört. Wie dies auf der Fig. 7 (em^1 , em^2) abgebildet ist, wurden sie unter Verschiebungen und Krümmungen derart umgelagert und entstellt, daß es recht schwierig war, sich über das Gesamtbild auf den ersten Blick richtig zu orientieren. Ich hielt es daher für zweckmäßig, die weitere Züchtung des Operats einzustellen.

Auf der Fig. 8 ist speziell die in Rede stehende Mißbildung im größeren Maßstabe nach der Fixierung abgebildet. Beim Überblick über dieselbe bemerkt man, daß es sich um eine eben in den Anfangsmomenten begriffene Hervorbringung einer Zwillingsform handelte, indem die beiden Embryonen (Fig. 8, em^1 , em^2) unter Verschiebungen mit ihren Kopfteilen aneinander rückten. Dabei sehen dieselben unter Deformierungen so aus, wie wenn sie mit ihren centralwärts gebogenen Achsen parallel zum Rande der Keimscheibe lägen. Sonst fiel schon an dem nichtfixierten Objekte ein

Fig. 7.

ziemlich stark angewachsener Lappen der Keimscheibe ins Auge (Fig. 8, *lp*).

Wegen der Kompliziertheit in den Umgestaltungen der besprochenen Embryonen habe ich das Objekt quer zu den Achsen derselben in Schnitte zerlegt. Schon eine flüchtige Durchmusterung der Schnittserie ergab, daß die beiden Embryonen in Rückbildung begriffen waren. Hierfür sprach eine ziemlich weit fortgeschrittene Entstellung der Keimblätter, nebst Verklumpungen der Zellen und unregelmäßige innere Aushöhlungen, welche letztere besonders in dem Embryo mit dem angeschwollenen Kopfteil (Fig. 8, *em*¹) festzustellen waren. Sonst habe ich ermitteln können, daß der Lappen (Fig. 8, *lp*) ein stark lippenartig angewachsener »Umschlagsrand« war; darunter aber lag die ziemlich weit nach vorn ausgedehnte Gastralhöhle, wie dies genau im Stadium *A* nach BALFOUR

Fig. 8.

der Fall ist. Man hatte es nun hierin mit einer sozusagen sich von neuem hervorbildenden Anlage des Embryokörpers zu tun, deren Entstehung mit dem Zugrundegehen der vorher sich angelegten Embryonen in gewissermaßen causalen Zusammenhang zu bringen war. Was aus einer derartigen Anlage nachher würde, läßt sich nicht bestimmt sagen. Aller Wahrscheinlichkeit nach würde sie zu einer sinnlosen Mißbildung. Ferner kann ich nicht sagen, ob die besprochenen Mißgestaltungen bei Rochen nicht ein besonderer Fall waren, dadurch entstanden, daß daran wohl etwaige andre Faktoren sich auch mitbeteiligen konnten. Ich vermochte leider nicht, solche Mitfaktoren zu ermitteln. Es besteht jedenfalls kein Zweifel darüber, daß die in Rede stehenden Mißbildungen vor allem durch Vereinigung der den einzelnen Embryonen angehörigen Blastoderme erzeugt worden sind. Den besten Beweis hierfür liefert der Um-

stand, daß die Embryonen nur so lange ihren Entwicklungsgang in typischer Weise durchmachten, wie ihre Blastoderme getrennt waren.

3) Außer dem angeführten kasuistischen Material verdient noch der folgende Versuch Interesse.

Eine in den früheren Furchungsstadien begriffene Keimscheibe (die Anzahl der vollkommen abgegrenzten Blastomeren könnte ungefähr auf 40 geschätzt werden) wurde kreuzförmig in vier Teile zerlegt. Die eine Incision wurde dabei derart ausgeführt, daß die Viertelchen paarweise unter einem Winkel auseinandergewichen waren. Der größte Abstand erreichte über $1\frac{1}{2}$ mm. Nach einer halben Stunde des Verweilens des Operats im Aquarium trat unvollkommene Verschmelzung der Viertelchen in der Nähe des Randes einerseits, und die Annäherung bis zur Berührung an der engeren Stelle des breiten Spaltes (Fig. 9) anderseits ein. Am Morgen des folgenden Tages

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

verbreitete sich der letztere sehr merklich, wobei auch die Vereinigung der seitlich gelegenen Keimviertelchen wichtige Fortschritte gemacht hatte (Fig. 10). Beim Überblick mit Hilfe der Lupe war noch der Furchungsprozeß zu gewahren. Nachmittags, an demselben Tage, trat nur insofern eine Änderung am Operate ein, als die Furchungszellen mit der Lupe nicht mehr gesehen werden konnten, die zusammengewachsenen Keiminseln aber, eine jede, die Nierenform angenommen hatten. Am nächsten — dritten — Züchtungstage sind die in Fig. 11 abgebildeten Verhältnisse aufgetreten. Diese aber erlitten schon binnen drei Stunden eine wesentliche Änderung dadurch, daß sich alles in eine einheitliche lappig gestaltete Insel umgewandelt hatte (Fig. 12). Irgendwelche innere Differenzierungen waren noch nicht zu sehen.

Diese ließen sich erst am Morgen des vierten Tages erblicken.

Es waren zwei Keimhöhlungen (Fig. 13, *kh*), die an den Lappen in typischer Form gebildet worden sind. Es geschah jedoch unerwartet, daß die vorher einheitlich gewordene Keiminsel sich nun wieder in zwei getrennte lappige Teilhälften zerspaltete.

Beim Überblicken des Bildes vermutete ich, daß dieselben von nun an zu zwei besonderen Blastodermen werden würden, an welchen es zur Differenzierung je eines Embryo kommen muß. Das am fünften Züchtungstage festgestellte Schicksal bestätigte aber diese Vermutung nicht im mindesten. Die Teilhälften haben sich abermals vereinigt (Fig. 14). Was aber die Entwicklungsprozesse anbetrifft, so erwies sich nur der eine Lappen entwicklungsfähig, was aus dem Auftreten der Anlage des Embryokörpers im Stadium *A* nach BALFOUR nebst der entsprechenden Zunahme an Flächenausbreitung zu schließen war. An dem andern Lappen dagegen hörten die Entwick-

Fig. 12.

Fig. 13.

lungsprozesse auf. Die früher deutlich markierte Keimhöhle verwischte sich gänzlich, am Rande traten unregelmäßige Verklumpungen auf, und es lag klar vor Augen, daß dieser ganze Lappen sich in Rückbildung befand. Es passierte somit auch diesmal, daß zwischen zwei an einem einheitlichen Bildungsboden anzulegenden Embryokörpern ein Kampf um Entwicklungsrechte stattfand, wobei die eine Anlage, etwa durch Konzentration der Gestaltungsfaktoren nach der andern hin, in der Entwicklung unterdrückt wurde.

4) Schließlich — noch ein besonderer Fall. Das war eine vollkommen abgefurchte Keimscheibe, welche in sechs beinahe gleiche keilförmige Teile zerlegt wurde. Die dazwischen unmittelbar nach der Operation hervorgetretenen radiären Trennungsspalten waren mehr oder weniger $\frac{3}{4}$ mm breit. Die Operation wurde jedoch derart angesetzt, daß zwei Keiminseln nachträglich in mehrere ziemlich kleine aber nicht gleich große Brocken geteilt wurden, welche sich in ver-

schiedenen nicht näher zu bestimmenden Abständen gegeneinander sowie gegen die intakt gebliebenen Sektoren des Furchungsmaterials befanden.

Das nächste Resultat war das, daß diese kleinen Brocken sich schon vor der Übertragung des Operats ins Aquarium teils lebhaft miteinander zu größeren Inselchen vereinigten, teils aber an die benachbarten Sektoren heranrückten und mit denselben verschmolzen. Nach Ablauf von etwa 40 Minuten des Verweilens im Seewasser waren sie schon als solche nicht mehr vorhanden. Infolgedessen sind, außer den an Ort und Stelle verharrenden vier primären Sektoren, fünf neu entstandene lappige Inselchen aufgetreten. Dabei haben aber einige der ersteren ihre Form stark dadurch geändert, daß das Brockenmaterial sich zum Teil auch ihnen angeschmiegt hatte. Sonst ließen sich zugleich deutliche Zeichen der weiteren progressiven Vereinigung wahrnehmen. Am Morgen des zweiten Tages war der ganze Archipel nur aus vier ungleich großen Inseln zusammengesetzt. Am dritten Tage traten zwei

Fig. 14.

lappig-nierenförmige Keiminseln hervor, durch einen großen unregelmäßig konturierten Spalt gegeneinander scharf abgesetzt. An der einen derselben machte sich unter anderm der erste Schritt zur Bildung der Keimhöhle kenntlich.

Die weiteren Vorgänge der so fortgeschrittenen Reparatur verfolgte ich mit Interesse nur bis dahin, wo alles sich zur einheitlichen Keimscheibe vereinigt hat, wobei am Rande des einen Bezirks derselben die ersten Zeichen der beginnenden Verdickungen beobachtet werden konnten.

Die oben in allgemeinen Umrissen skizzierten Einzelbeobachtungen, wenn sie auch lückenhaft sind, enthalten meines Erachtens doch einige Anknüpfungspunkte, um einige Fragen aus dem Gebiete der Entwicklungsmechanik erörtern zu können. In den besprochenen Reparaturen der zerschnittenen Keimscheiben glaube ich

einen Leitfaden ergreifen zu können, der, wenn er uns auch keine bestimmte Auskunft über die wahre Grundlage der Gestaltungsprozesse auffinden läßt, so doch wenigstens eine faktisch begründete Orientierung darüber ermöglicht.

Die Vorgänge, welche wir bei diesen Reparaturen gesehen haben, enthüllen uns die gegenseitige Beeinflussung der Zellen und Zellkomplexe des Keimes.

Schon die bloße Tatsache, daß die einzelnen Teile einer zerstückelten Keimscheibe sich wieder vereinigen oder wenigstens — sich zu vereinigen streben, wobei der dadurch wiederhergestellte Keim entwicklungsfähig ist, nebst dem Umstand, daß jegliche Reparaturen, je nach dem Maße der dazu nötigen Arbeit stets dementsprechende Verspätungen der weiteren Entwicklungsfortschritte bedingen, macht den Gedanken zulässig, daß die einzelnen Zellkomplexe des Furchungsmaterials, wenn sie auch voneinander getrennt werden, trotzdem nicht sofort aufhören Bestandteile einer organischen Einheit zu sein¹⁾.

Die Annahme der letzteren, wenn die Teile des Keimkomplexes voneinander künstlich getrennt worden sind, steht gar nicht mit der Tatsache im Widerspruch, daß eine derartige durch Operation hervorgerufene Zwangslage nur provisorisch, aber nicht dauerhaft existieren kann, denn früher oder später tritt entweder die Vereinigung des entstellten Komplexes ein, oder es werden die *membra disjecta* des letzteren schließlich in den Stand gesetzt, gezwungen zu sich selbständig entwickelnden Individuen zu werden. Sowohl im ersteren als auch im letzteren Falle machen die Keime, wie dies bei meinen Versuchen ins Auge fallend war, ihre Entwicklung unter einer Hemmung und Verspätung durch. Es stellt sich nun dadurch zur Genüge heraus, daß zwischen den Zellen eines in Entwicklung begriffenen Komplexes fein differenzierte Zusammenhänge vorkommen müssen, welche sowohl im Falle der Vereinigung getrennter Keimstücke, als auch für den Fall ihrer selbständigen Entwicklung, zunächst einer Korrektur bedürfen. Dabei läßt sich noch hinzufügen, daß derartige Reparaturen wohl unter mehrfachen Komplikationen ablaufen müssen. Es ist ja nicht auszuschließen, daß die Teile, welche

¹⁾ Der innige Zusammenhang, der in einer solchen Zwangslage begriffenen Keimteile muß gewiß annähernd derselben Natur sein, wie derjenige, welcher z. B. bei der sog. Blastomerenanarchie vorkommt, wo die Furchungsprodukte sich auch unter normalen Verhältnissen derart auflockern, daß sie voneinander getrennt und regellos angeordnet liegen.

vor der Vereinigung einige Zeit getrennt lagen, inzwischen gewisse Fortschritte in der selbständigen Entwicklung gemacht hatten; wenn es nun zur Verwachsung derselben kommt, so müssen in den Beziehungen zwischen den Zellen die eben entstandenen Verhältnisse wieder irgendwie geändert und zurechtgebracht werden. Daß all diese Korrekturen dem Entwicklungsgang viel Zeit kosten können, läßt sich kaum bezweifeln.

Aus dem Vorhergesagten ist es auch ersichtlich, daß die mechanischen Einwirkungen nur insofern in die intimen Zellenverhältnisse eingreifen, als sie dieselben nur verhindern; der Grund aber, aus dem diese herrühren, bleibt immer intakt bestehen. Kurz gesagt, die innigen Zusammenhänge zwischen den Zellen sind auf mechanischem Wege nicht zu ruinieren. So etwas wäre nur dann der Fall, wenn sie auf dem Boden der reinen Molekularphysik beruhten. Daß dem aber nicht so ist, daß es sich dabei um bloße physikalisch-mechanische Faktoren keineswegs handeln kann, dafür sprechen die vorhergeschilderten Prozesse der spontanen Spaltungen der eben vereinigten Keimteile und die noch hierauf folgenden wiederholten Vereinigungen, dann — die Entstehung der Mißbildungen sowie planmäßige Rückbildungen an den Embryokörpern in den Fällen, wo die denselben zugehörigen und vorher getrennten Blastoderme miteinander zusammenwachsen.

Es drängt sich nun die Frage auf, was man eigentlich in diesen intimen Beziehungen zwischen den Zellen zu sehen hat? Eine bestimmte Beantwortung dieser Frage ist gewiß nicht möglich, um so weniger, als es sich eigentlich um die Grundlage selbst der Verhältnisse handelt, welche aus den der »lebenden Materie« innewohnenden Eigenschaften resultieren. Indessen ist man in bezug auf die Konstitution derselben in Ungewißheit. Daher erweisen sich jegliche Versuche, die erörterten Beziehungen zwischen den Zellen auf einfache physikalisch-mechanische Gesetzmäßigkeiten zurückzuführen, meist illusorisch und resultatlos. Andererseits stößt man bei einer eingehenderen Analyse der entwicklungsmechanischen Leistungen der lebenden Materie an Erscheinungen, welche immerzu für »biologisch« gehalten werden müssen und keine bestimmtere Zerlegung in einfache dabei wirksame Kräfte zulassen. Es liegt uns nun lediglich die Aufgabe ob, darüber eine richtige Orientierung zu ermöglichen, um dadurch nicht zu extremen Auffassungen zu gelangen.

Diesbezüglich glaube ich in den oben besprochenen Reparaturen

manches erblickt zu haben, was eine ziemlich befriedigende Orientierung ermöglicht. Ich bin nämlich zu der Überzeugung gekommen, daß sowohl die Vereinigung der Teile des Furchungsmaterials als auch die öfters beobachteten Spaltungen der eben aus Vereinigung kommenden Komplexe vor allem auf »cytotropischem« Wege zustande gebracht werden können. Es ist klar genug, daß ein derartiger Schluß nur ohne weiteres zu ziehen ist. Chemotropische Faktoren, auf welche man stößt, sind, wenn sie im Vergleich mit den Instinkten der Organismen auch »einfach« zu sein scheinen, doch gewiß sehr kompliziert und bedürfen spezieller Forschungen. Inzwischen versuchen wir flüchtig die Konsequenzen zu erwägen, welche durch die Annahme des ROUXschen Cytotropismus herbeigeführt werden müssen.

Der chemotropische aus dem biochemischen Grunde resultierende Charakter dieser Erscheinung, nebst dem Umstand, daß die Chemismen der lebenden Materie in verschiedenen Zellen auch verschieden sind, — daß ferner die Chemotropismen selber, abgesehen von der Tatsache ihrer positiven und negativen Charaktere, auch weit differente Natur haben, wie z. B. das Verhalten des Eies zum Spermatozoon einerseits und dasjenige der Zellen — gegen die Nahrungsstoffe, welche keineswegs mechanisch, sondern elektiv von außen her aufgenommen werden, anderseits, liefert uns den Grund dafür, um im Zellenbunde des Organismus verschiedenerelei geartete und gradierte Cyto-Chemotropismen vermuten zu können und von Cyto-affinitäten zu reden. Ich halte es nämlich für sehr wahrscheinlich, daß hierin die Grundlage für »planmäßige« Gruppierungen der Zellen in dem sich entwickelnden Keime, sowie — jegliche zustande kommenden Dislokationen und, im allgemeinen, — die planmäßig disziplinierte Auswahl der Zellen bei Bildung der Organanlagen, sowie schließlich der Zusammenhang aller Teile des gesamten Organismus zu suchen ist.

Sonst beansprucht es nur das Interesse, unsere cytologischen Kenntnisse zu dem Zweck zu überblicken, um zu sehen, ob diese Aufschlüsse nicht reine Spekulationen sind.

In dieser Hinsicht glaube ich dieselben in vollkommene Übereinstimmung mit der mikromorphologischen Natur der Zelle bringen zu können. Man muß nur die sog. lebende Materie der Zellen im weiteren Sinne, als dies für gewöhnlich der Fall ist, betrachten. Die bisher meist vertretene Ansicht, daß das in sich den

Kern bergende »Protoplasma« eine allen lebenden Wesen gemeinsame und überall identisch konstituierte Grundmasse darstellt, welche nur in den Einzelfällen verschiedene Stoffe produziert und sich in Anpassung an gewisse Bedingungen verschiedenartig umgestaltet, ist in vielen Beziehungen irrtümlich und kann vielmehr nur aus pädagogischen Rücksichten geduldet werden. Ebenso ist es kaum möglich, den Gedanken aus der guten alten Zeit noch zu kultivieren, die lebende Materie sei ein verhältnismäßig rohes Bildungsmaterial, auf dessen Grunde die »höheren« Organisationen erst auf dem Wege bloßer Umgestaltungen und Produktion spezifischer Bildungen entstehen. Dementgegen muß man doch immer denken, daß sie ebenso gut, wie die Organismenarten selber, denen sie als Bildungsmaterial zugrunde liegen soll, verschiedene Konstitutionen in den Einzelfällen besitzen muß, zu welchen sie auf dem Wege der phylogenetischen Entwicklung mitgelangt. Bedenkt man ferner noch, daß in jeder Zelle, sei es das Ei oder irgendeine Furchungskugel oder eine der Gewebszellen, immerzu differenzierte Entwicklung der Bestandteile der lebenden Materie unter verschiedenen Änderungen in den Verhältnissen der primären Konstitution derselben vor sich geht, so liegt es auf der Hand, daß sie nicht nur bei verschiedenen Organismenarten, sondern auch wieder selbst in den einzelnen Zellen bei einem und demselben Organismus, auf jeder Stufe seiner Entwicklung betrachtet, verschiedene Qualitäten und verschiedenen morphologischen Wert haben muß. Die Einheit der lebenden Materie in der Organismenwelt kann somit vielmehr im Sinne der genetischen Kontinuität betont werden. Daß dem so ist, hierfür mögen, abgesehen von den diesbezüglichen Befunden der Cytologie und Entwicklungsgeschichte, die Tatsachen aus dem Gebiete der Biochemie sprechen, denen zufolge verschieden geartete Zellen eines und desselben Individuums, und um so mehr verschiedener Organismen, mehr oder weniger differente Biochemismen ihres »Plasmas« zu besitzen scheinen. In der Gegenwart verfügt zwar die Biologie über kein Mittel, womit man irgend eine annähernd präzise mikromorphologische Analyse der lebenden Materie unternehmen könnte, um sich auf Grund so erhobener Einzelbefunde über die ursächliche Grundlage der verschiedenerei Biochemismen der Zellen näher zu orientieren. Man kann jedoch nicht die uns jetzt vorliegenden Hinweise auf dieses Gebiet verkennen und diesbezügliche Erörterungen in Abrede stellen. Differente Biochemismen der Zellen, wie gleichförmig diese auch sein mögen, bieten, glaube ich, den besten Ausdruck differenter Be-

schaffenheiten und somit — differenter Konstitutionen der ihnen zugrunde liegenden lebenden Materie dar. Spezifische Plasmaprodukte können dafür als solche insofern nicht verantwortlich sein, als ihre Entwicklung selbst gewiß auch als auf einem bereits in der entsprechenden Art und Weise beschaffenen Bildungsboden vor sich gegangen zu denken ist. Ferner, insoweit dies aus Rouxschen Beobachtungen über den positiven und negativen »Cytotropismus« der Furchungszellen zu schließen ist, scheinen sich die Zellenbiochemismen schon auf solch niedriger Entwicklungsstufe, wie dies an den Furchungszellen der Fall ist, zu differieren.

Wäre dem nicht so, wären die Zellen eines sich entwickelnden Organismus in bezug auf ihre lebende Materie ganz gleichwertig, so wäre es sehr schwierig und selbst unmöglich, die so oft bei den Epigenetikern betonte gegenseitige Beeinflussung der Zellen zu verstehen. Ein aus gleichgültig mit der lebenden Materie ausgestatteten Zellen zusammengesetzter Komplex würde einfach zum Haufen von indifferent-neutralen Elementen werden, welche nur mechanische Wirkung aufeinander ausüben könnten und keineswegs imstande wären, biochemisch einander zu beeinflussen. Was aber bei Annahme der Gleichgültigkeit der Blastomeren absolut unserm Verständnis nicht nahe gebracht werden könnte, ist der Grund für nachträgliche Differenzierungen derselben in verschiedenen Richtungen und dabei so, daß man öfters tief verschieden geartete Zellen im Kontakt sich befinden sieht. Ich trete daher der Ansicht bei, daß das Schicksal der Furchungszellen durch die eigentümliche Qualität der ihnen mitgegebenen lebenden Materie bedingt sein soll. Ich möchte nur etwa das betonen, daß es sich dabei keineswegs bloß um qualitative Kernteilung handeln kann, denn es scheint das Cytoplasma kein passives Medium für den Zellkern zu bilden.

Ohne auf die Kritik der entgegengesetzten Meinungen einzugehen, welche einen derartigen Neo-präformismus in Abrede stellen, halte ich es für zweckmäßig, einige Bemerkungen hinzuzufügen, um zu zeigen, daß die Annahme der »qualitativen« Teilung der Eizelle in der Entwicklung nur mit der banalen Vorstellung der Natur der lebenden Materie nicht übereinstimmen kann.

Abgesehen von dem Entwicklungsprinzip, von dem aus man auch die stoffliche Grundlage der Zelle mitbetrachten muß, sprechen auch mehrere tatsächliche Befunde dafür, daß die lebende Materie, im großen und ganzen betrachtet, einen höchst zusammengesetzten organischen Komplex darstellt. Dabei stellt sich

immer klarer aus Beobachtungen über Mikromorphologie der Zelle heraus, daß dieser Komplex aus Systemen besonders gearteter und biochemisch verschieden beschaffener Mikroorganisationen bestehen muß, welch letztere für präformierte Konstituanten erklärt werden können.

Der Zellkern, sowie derartige Zellenorganoiden, wie z. B. Chloroplasten, scheinen nichts andres zu bedeuten, als Systeme von Konstituanten, welche im Laufe der phylogenetischen Entwicklung des primären Cytokomplexes eine verhältnismäßig dominierende Rolle übernommen haben und zu in gewissen Kreisen diszipliniert funktionierenden Bestandteilen desselben geworden sind.

Aus einer solchen Sachlage gehen mehrere theoretische Konsequenzen hervor, welche in vollkommener Weise mit gewissen Einzelepisoden des Lebensverkehrs der Zelle übereinstimmen. Es genügt, nur die Erscheinungen der sog. Produktion verschiedener spezifischer Materien und selbst spezifische Metamorphosen der Zellen zu überblicken und dann die zu Gestaltungen in Beziehung stehenden Entwicklungsprozesse ins Auge zu fassen. Überall hat man es mit einer ungleichmäßigen Entwicklung der Bestandteile der lebenden Materie zu tun, welche unbedingt mehr oder wenigertiefe anderweitige Änderungen in den gegenseitigen Verhältnissen derselben, sowie zugleich Schwankungen des allgemeinen biomechanischen Gleichgewichts hervorrufen muß.

Es ist ferner klar genug, daß derartige Änderungen, wie geringfügig sie auch sein könnten, die Entwicklung des Gesamtkomplexes der Zelle wenn nicht zu determinieren, so wenigstens die Determination nach dieser oder jener Richtung vorzubereiten vermögen. Hierin ist, wie ich glaube, der Grund zu suchen, auf dem die Zellen ihre Entwicklungsqualitäten bekommen.

Insoweit aus dem reichlichen Beobachtungsmaterial, die Furchungsprozesse betreffend, zu schließen ist, kann es eigentlich nirgends und niemals zu einer solchen »Zellteilung« kommen, wo die Tochterzellen nur bloße Teilhälften der Mutterzelle und zugleich genaueste Kopien derselben würden. Das ist auch sonst deshalb unmöglich, weil die »Zellteilung« keine mechanische Zerspaltung bedeutet. Vielmehr ist sie vor allem ein Ausdruck morphologischer Umgestaltungen des Zellklümpchens, welche aus der Entwicklungsarbeit von dessen Mikrokonstituanten, über die Grenzen des biomechanischen Gleichgewichts hinaus, erfolgen. Es

liegt somit auf der Hand, 1) daß bei der Zellvermehrung im allgemeinen und speziell bei Furchung des Eies von irgendeiner gleichmäßigen Ausstattung der Deszendenten mit der sich eben zu entwickeln begonnenen lebenden Materie sowohl in bezug auf Quantität, als auch Qualität, keine Rede sein kann¹⁾ und 2) daß die Furchungszellen nicht erst nachträglich irgendwie derart beeinflußt werden, daß sie zu gewissen spezifischen Differenzierungen gelangen, sondern — daß sie schon im Moment ihrer Entstehung dazu vorbereitet worden sind.

Wenn man nun irgendwo bei der Furchung gleich große und selbst scheinbar gleichmäßig mit Kernelementen sowie den »Plasmaprodukten« ausgestattete Furchungszellen entstehen sieht, so ist es auch desfalls zu erwarten, daß dieselben dennoch durch irgend welche feine Unterschiede in den Verhältnissen ihrer Konstitutionen gegeneinander schon dadurch differieren können, daß in ihnen noch keine identischen Vordifferenzierungen vorausgegangen sind. So etwas kann aber dazu ausreichen, um die weitere Entwicklung der einzelnen Furchungszellen von Anfang an auf verschiedene Bahnen zu führen und folglich in dieser oder jener Generation zur Ausbildung von Zellen beizutragen, welche, auf ihre allgemeine Qualität betrachtet, selbst stark kontrastieren.

Zugunsten dieser Ansicht sprechen mehrere gut bekannte Einzelbefunde, auf die ich nicht näher eingehen kann. Es genügt, nur den Befund BOVERIS an sich furchenden Eiern von *Ascaris megalocephala* zu erwähnen, und dann die Kasuistik betreffend, die ungleichmäßigen Furchungen in Erinnerung zu bringen, bei denen die Furchungszellen bereits in statu nascendi etwas Differentes sowohl gegeneinander, als auch gegenüber den Mutterzellen darzustellen scheinen.

Daß die Furchungszellen irgendeiner Morula überhaupt keine gleichwertig beschaffenen Dinge sind, sondern — daß sie vielmehr sowohl in bezug auf die Konzentrationsverhältnisse der verschiedenenlei aus dem allgemeinen Bildungsfond der Eizelle unter Entmischungen und Umlagerungen selektierten Keimelemente in der den einzelnen Furchungskugeln mitzugebenden lebenden Materie, als auch vermöge verschiedenartiger Vordifferenzierungen der letzteren in ihnen, gegeneinander mehr oder

¹⁾ Eine wenigstens in bezug auf die Qualität des lebenden Materials gleichmäßige Ausstattung der Furchungsprodukte wäre etwa nur desfalls möglich, wenn das lebende Material selber dabei immerzu roh bestehen bliebe, ohne irgendwelchen inneren Entwicklungsprozessen anheim zu fallen.

weniger differieren müssen und demgemäß auf verschiedene Entwicklungsbahnen geleitet werden, eine solche Annahme ist gar unschwer zu verifizieren.

Man verfügt bekanntlich über tatsächliche Befunde, denen zufolge das Ei sich zu entwickeln vermag, ohne daß es zugleich in die Zellen zerlegt wird, welche sich zum Aufbau des Embryokörpers erst planmäßig gruppieren sollten. Die Befunde experimenteller Forschungen an Eiern einiger wirbellosen Tiere haben gezeigt, daß ein sich derart entwickelndes Ei selbst zur Larve wird, welche von der normalen Form sich nur dadurch unterscheidet, daß die einzelnen Organe derselben hier den Charakter der »Organoiden« eines hoch differenzierten einzelligen Wesens besitzen.

Durch die diesbezüglichen Befunde ist somit der Beweis dafür erbracht worden, daß die eigentliche Grundarbeit der Entwicklungsvorgänge sich in der lebenden Materie abspielt, und daß daran die Mikroorganisationen derselben sich wie die Zellen bei den Gestaltungen des gesamten Organismus zu beteiligen scheinen.

Ferner aber ist uns dadurch die beste Gelegenheit dazu gegeben, uns auch über die Grundlage für planmäßige Gruppierungen der Keimteile bei der Entwicklung im allgemeinen zu orientieren. Betrachtet man eine derartige syncytiale Larve mitsamt ihren planmäßig angelegten Organoiden, so wird es erstens ganz klar, daß die letzteren nur an den gewissen und dementsprechend speziell beschaffenen oder, besser gesagt, vorbereiteten Plasmapartien angelegt und ausgebildet werden konnten. Da außerdem die verschiedenen Organoiden gewiß nur an den Stellen zur Differenzierung gelangen können, wo die dazu nötigen Bildungselemente vorhanden sind, so liegt der Haken der Sache nur darin, wie denn die einzelnen Organoiden, in ihrer Gesamtheit genommen, sich genau nach dem topographischen Plan der normalen Larve anlegen?

Um diese Frage beantworten zu können, muß man zunächst feststellen, daß die einzelnen zur Bildung der verschiedenen Organanlagen berufenen Zellen der normalen Larve — den einzelnen zur Bildung der äquivalenten Organoiden befähigten Plasmapartien der syncytialen Larve entsprechen müssen. Es ist keineswegs möglich, die Idee zu hegen, die Organe seien bereits im Ei durch besondere und an den bestimmten Stellen desselben angesammelte Plasmakomplexe präformiert. So etwas muß schon wegen des Verhaltens des Kerns wie auch innerer Plasmabewegungen entschieden widerlegt werden. Man ist mit-

hin ganz berechtigt, zu denken, daß in den Eiern überhaupt nicht irgendwelche stabile Mosaik-Strukturen vorkommen, sondern vielmehr planmäßig disziplinierte Selektionen und Umlagerungen seiner verschieden gearteter Bildungselemente zustande kommen.

Hinsichtlich der besprochenen planmäßigen Umlagerungen der Mikroelemente des »Plasmas« bei den Gestaltungsprozessen in der Zelle, beanspruchen das Interesse die bekannten Dislokationen der Kernbestandteile, sowie das Verhalten der Mitochondrien. Sonst sind die Beobachtungen von MITROPHANOW¹⁾ über die Bildung der Trichocysten bei *Paramecium* besonders lehrreich.

Der ursächliche Grund dafür, daß die verschiedenen Bestandteile des Plasmas sich dabei unter den bestimmten gegenseitigen Verhältnissen mitumlageren und in die Lagen in der Art geraten, daß an dem zur syncytialen Larve werdenden Ei die organoidbildenden Plasmapartien eben in planmäßigen gegenseitigen Verhältnissen zutage treten, so daß schließlich der Aufbauplan denjenigen der normalen Larvenform nachahmt, ist, glaube ich, derselben Natur, wie auch der für die Entwicklung des Organismus bei der »Blastomeren-anarchie« oder — einer groben Zerstücklung und — sonstigen Entstellungen des gefurchten Materials. Sowohl hier als da scheinen im wesentlichen dieselben chemotropischen Faktoren wirksam zu sein. Die Unterschiede können etwa nur darin bestehen, daß diese Faktoren an vielzelligen Komplexen die ganzen Zellen und Zellengruppen aneinander rücken —, sowie festheften — und gewissermaßen einander suchen lassen, oder dagegen sie auseinanderzuweichen veranlassen, in dem »Klumpchen des Protoplasmas« aber in das Spiel dessen verschieden beschaffene Mikrobestandteile hereinziehen.

Den obigen Ausführungen zufolge liegt es nahe, die gesamte Entwicklungsarbeit des vielzelligen Organismus als ein großes System zu betrachten, welches aus mehreren kleinen koordinierten entwicklungsmechanischen Cyklen der einzelnen Embryonalzellen zusammengesetzt ist.

Ist es dabei möglich, wie schon vorher bemerkt wurde, den

¹⁾ P. MITROPHANOW, Étude sur la structure, le développement et l'explosion des trichocystes des Paramécies. Archiv für Protistenkunde. Bd. 5. 1904.

Die Trichocysten differenzieren sich nach den Beobachtungen MITROPHANOWS nicht in loco heraus, sondern legen sich zunächst in der Umgebung des Kernapparates in Form von feinen Körnchen an, welche letztere sodann allmählich anwachsen und sich nach der Peripherie umlagern, um schließlich in der Alveolarschicht in der definitiven Form zutage zu treten.

Gruppierungen der Zellen, aus denen in dem Entwicklungsverkehr die Gestaltungsprozesse herkommen müssen, Faktoren chemotropischen Charakters zugrunde zu legen, vermöge deren in bezug auf Biochemismen verschieden beschaffene Zellen unter differenten Affinitäten und Reizbarkeiten keineswegs gleichgültig zusammengefügt werden, sondern ihrer Natur gemäß einen entsprechenden Platz einnehmen, so gelangen wir in den Stand, die Entwicklungsgründe sowohl in rationeller als auch in tatsächlicher Beziehung befriedigend formulieren zu können.

Zum Schluß möchte ich noch in Anknüpfung an die vorher mehrfach betonten gegenseitigen Beeinflussungen der Zellen nur in Kürze die Befunde über Degenerationen der Anlagen des Embryokörpers besprechen, welche Erscheinung in den Fällen des Zusammenwachsens der zu ihnen gehörigen Blastoderme eintrat. Überblickt man die Fig. 5, 6 und 7, so ist es nicht schwer, die Tatsache zu ermitteln, daß zwischen den vier Anlagen (Fig. 6, em^1 , em^2 , em^3 , em^4), von denen die eine (em^3) schon in Rückbildung begriffen ist, ein echter Kampf um Entwicklungsrechte geschah, vermutlich dadurch hervorgerufen, daß es zur Verwachsung der anfangs getrennten Blastodermen kam. Dabei blieben, wie dies aus Fig. 7 ersichtlich ist, nur zwei Embryonen bestehen, die aber alsbald unter Degeneration zur sinnlosen Mißbildung geworden sind. Die ganze vorgegangene Entwicklungsarbeit wurde somit gleichwie gestrichen. Inzwischen aber entstand am Rande des Blastoderms, in der Nähe des doppelten Degenerats eine ganz neue Anlage (Fig. 8, lp). Desgleichen sehen wir auf den Fig. 13 und 14, wie die Vordifferenzierungen der Anlage an der einen der Teilhälften der Keimscheibe infolge der vollbrachten Vereinigung derselben ruiniert worden sind. Anderseits sind auch die Änderungen interessant, welche die lappige Teilhälfte auf Fig. 3 an sich erlitt. Der hier nach wiederholten Teilungen derselben hervorgetretene Keimbezirk (Fig. 5, d) erzeugte die Anlage, welche sich nach Verschmelzung mit den unfruchtbaren Bezirken a und c zu entwickeln vermochte und erst infolge der Vereinigung mit den embryotragenden Blastodermen zum Degenerat geworden ist.

All diese Erscheinungen, besonders aber diejenigen, welche durch die Fig. 3, 4, 5, 6, 7 und 8 wiedergegeben sind, berechtigen meiner Meinung nach zu vielen allgemeinen Schlüssen. Vor allem stellt sich heraus, daß zwischen den Zellen einer derartigen organischen Einheit, wie dies die Anlage des Embryo nebst dem Blastoderm ist, kompli-

zierte und dennoch unter Koordinationen feinst differenzierte Verhältnisse in den gegenseitigen Beeinflussungen geschaffen werden, welche gewissermaßen an die bei Chemikern schematisierten Verhältnisse der verschiedenerei Atomgruppen in Molekeln hoch zusammengesetzter organischer Verbindungen zu erinnern scheinen.

Ist die Auffassung von einer solchen Analogie richtig, so muß es auch Fälle geben, welche sich, in die Sprache der Chemiker übersetzt, als Zersetzungen erklären lassen. Diesbezüglich ist eben das auf Fig. 7 und 8 abgebildete Resultat sehr lehrreich. Mißbildungen und Degeneration der Embryonen sind da aller Wahrscheinlichkeit nach durch Zersetzungen der inneren Verhältnisse der Zellen entstanden, wofür die Vereinigung der Blastoderme verantwortlich sein muß. Es geschah eine Art Umsturz, wodurch in den Zellenverhältnissen Verwirrungen eintraten, welche die Embryonen auf die Bahn anormaler Gestaltungen gedrängt haben.

Anderseits weist uns die gleichzeitig mit der Degeneration der Embryonen zutage getretene Neubildung der Ersatzanlage (Fig. 8, *lp*) darauf hin, daß etwas derartiges, — daß nämlich manche Zellkomplexe des Blastoderms plötzlich in den Stand umgesetzt wurden, sich zur Anlage des Embryokörpers zu organisieren —, nur infolge tieferer Eingriffe in die intimen Zellverhältnisse passieren kann.

Wie dem aber auch sein kann, wenn hier auch weitere Untersuchungen nötig sind, glaube ich doch an der Hand der besprochenen Beobachtungen annehmen zu können, daß man, um Gestaltungserscheinungen im Laufe der Entwicklung verstehen zu können, die gegenseitigen inneren Beziehungen der Zellen in der nächsten Zukunft auf chemotropische Eigenschaften untersuchen muß.

An dieser Stelle erlaube ich mir, meinem hochgeehrten Lehrer, Herrn Prof. P. MITROPHANOW, für ideenreiche Anregungen zu den Forschungen auf dem Gebiete der Entwicklungsmechanik, sowie dem hochgeehrten Herrn Prof. Akademiker YVES DELAGE für seine Gastfreundschaft im Laboratorium zu Roscoff, den besten Dank auszusprechen.

Warschau, März 1910.